

**Untersuchungen zur Feinstruktur von
Mougeotia spec.
und zum Bewegungsmechanismus des
Chloroplasten**

von
Karlheinz Foos
aus
Ansbach

1970

**Untersuchungen zur Feinstruktur von
Mougeotia spec.
und zum Bewegungsmechanismus des
Chloroplasten**

Der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Friedrich-Alexander-Universität Erlangen-Nürnberg
zur
Erlangung des Doktorgrades

vorgelegt von
Karlheinz Foos
aus
Ansbach

1970

Als Dissertation genehmigt
von der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Erlangen-Nürnberg



Tag der mündlichen Prüfung: 22. 7. 1970

Dekan:	Professor Dr. Tichy
Erstberichterstatter:	Professor Dr. W. Haupt
Zweitberichterstatter:	Priv.Do. Dr. F. Mayer

Meinen Eltern in Dankbarkeit gewidmet



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548828_0072

Aus dem Botanischen Institut der Universität Erlangen-Nürnberg

Untersuchungen zur Feinstruktur von *Mougeotia* spec. und zum Bewegungsmechanismus des Chloroplasten

KARLHEINZ FOOS

Mit 21 Abbildungen

Eingegangen am 25. September 1970

Summary

Studies on the ultrastructure of *Mougeotia* and on the mechanism of chloroplast movement

The electron microscopic structure of *Mougeotia* spec. after fixation in glutaraldehyde and OsO_4 is described, especially the cell wall, the chloroplast and the ground plasma. Fixation during movement of the chloroplast reveals rows of particles and fibrillar differentiations in the ground plasma.

Several theories about chloroplast movement are discussed.

Zusammenfassung

Die Feinstruktur von *Mougeotia* spec. nach Glutaraldehyd/ OsO_4 -Fixierung, besonders die der Zellwand, des Chloroplasten und des Grundplasmas, wird beschrieben. Bei Fixierung während der Plastidenbewegung treten Partikelreihen und fibrilläre Differenzierungen im Cytoplasma auf.

Verschiedene Theorien zur Bewegung werden diskutiert.

Einleitung

Der Chloroplast von *Mougeotia* ist wegen seiner Größe und plattenartigen Gestalt seit langer Zeit Gegenstand von Messungen zur Absorption, Fluoreszenz, zum Dichroismus und zur Difluoreszenz von Chlorophyll in vivo (GOEDHEER 1955, RUCH 1957) sowie wegen seiner Fähigkeit zu phototaktischen Verlagerungen Objekt licht-physiologischer Untersuchungen (SENN 1908, in jüngerer Zeit vor allem HAUPT und Mitarbeiter). Während sich die Mehrzahl der Untersuchungen mit dem Wirkungsspektrum der Reaktionen (HAUPT 1959, SCHÖNBOHM 1963), der Lokalisierung und Orientierung des Photoreceptors in der Zelle (BOCK und HAUPT 1961, 1962, HAUPT 1960, 1968) und der Energieversorgung der Bewegungen (FETZER 1963, SCHÖNBOHM 1969 a) befaßten, ist über den Mechanismus der Bewegung kaum mehr als zur Zeit SENNS bekannt. Aus den von SCHÖNBOHM (1969 b) durchgeführten Versuchen mit p-Chlormercuribenzoat ergaben sich Hinweise auf ein Disulfidgruppen enthaltendes Protein, das an der Bewegung beteiligt ist. Von morphologischer Seite liegen, soweit mir bekannt ist, dagegen keine neueren Ergebnisse vor. Dies gilt auch für andere Chloroplastenbewegungen.

Im Plasmodium von *Physarum polycephalum*, das sich durch besonders starke Plasmaströmung auszeichnet (WOHLFAHRT-BOTTERMANN 1963, PORTER et al. 1965,

RHEA 1966), und anderen Schleimpilzen (McMANUS 1965, McMANUS und ROTH 1965) wurden zuerst fibrilläre Differenzierungen im Plasma nachgewiesen, deren Verlauf mit der Richtung der Plasmaströmung korreliert ist. Bei *Nitella* liegen die Plasmafibrillen an der Grenze zwischen dem bewegten Endoplasma und dem ruhenden Ektoplasma (NAGAI und REBHUN 1966). Sie werden mit den von JAROSCH (1955) an ausgequetschten Plasmotropfen von *Nitella* untersuchten beweglichen Plasmafibrillen identifiziert. Die Versuche von WOHLFAHRT-BOTTERMANN zeigen, daß die fibrillären Elemente erst in der bewegungsaktiven Phase aus dem Grundplasma gebildet werden. Eine ganze Reihe von Arbeiten weist auf die Ähnlichkeit der Plasmafibrillenproteine in Myxomyceten mit den Muskelproteinen hin (z. B. NAGAI und KAMIYA 1966). Bei *Caulerpa* (SABNIS und JACOBS 1967), *Clastoderma* und *Pelomyxa* (McMANUS und ROTH 1965) spielen möglicherweise auch Mikrotubuli eine Rolle bei der Plasmaströmung.

Aufgrund dieser Veröffentlichungen erschien es aussichtsreich, einen Nachweis von Bewegungselementen bei *Mougeotia* durch Fixierung während der Bewegung des Chloroplasten zu versuchen.

Material und Methode

Für die Mehrzahl der Versuche verwendete ich einen in Erlangen aus einem Becken des Botanischen Gartens isolierten *Mougeotia*-Stamm, dessen Fäden bei guten Wachstumsbedingungen im Oberflächenhäutchen der Nährlösung schwimmen, dessen Zellen relativ kurz und dessen Chloroplasten kräftig grün und dick aussahen. Die Chloroplastenränder neigen mehr als bei anderen Stämmen dazu, auszulappen (Abb. 1). Dies ließ ihn in Hinsicht auf einige Theorien zur Bewegung interessant erscheinen, wobei vorausgesetzt wurde, daß der Bewegungsmechanismus innerhalb der Gattung *Mougeotia* gleich ist. Für einige vergleichende Präparationen wurde der von HAUPT (1959) verwendete Tübinger Stamm herangezogen.

Die Algen wuchsen in einer von SEITZ (unveröff.) ausgearbeiteten Nährlösung:

Ca(NO ₃) ₂	118 mg
NaNO ₃	42 mg
KH ₂ PO ₄	68 mg
MgSO ₄	25 mg
FeSO ₄	5 mg
Erddekokt	100 ml

mit aqua dest. auf 1000 ml auffüllen.

Die Petrischalen standen in einem auf 20° C eingestellten und mit Fluoraleuchten (Osram) bestückten Raum. Die Beleuchtung wurde mit Filtrierpapierbogen über den Schalen auf 150 Lux gedämpft.

Vor der elektronenmikroskopischen Präparation wurden die Algenfäden als dichte Watte in 1 % Agar von 40° C eingeschlossen und dabei weitgehend orientiert. Anschließend wurden die Chloroplasten unter Anzuchtlicht 30 Minuten in Flächenstellung «gerichtet» (HAUPT 1959) und dann die Präparate unter demselben Licht um 360° gedreht (45°/15 Minuten).

Elektronenmikroskopische Präparation:

Es wurden verschiedene Fixantien, Puffer und Zusätze auf ihre Eignung getestet.

Die Entwässerung erfolgte entweder nach SITTE (1962) in Aceton oder in 10 %-Stufen von Äthylcellosolve und Äthanol, die Einbettung über Propylenoxid in Epon.

Die Schnitte wurden auf einem Reichert Ultratome II nach H. SITTE mit Glasmessern her-

gestellt. Silberne bis graue Schnitte wurden mit Bleizitrat nach Reynolds und mit 0,5 % Uranylacetat kontrastiert.

Für die Auswertung der Schnitte stand ein Elektronenmikroskop JEM 7 der Firma Jeol (Japan) zur Verfügung*).

Ergebnisse und Diskussion

I. Elektronenmikroskopische Präparation

Osmiumtetroxid in Phosphat oder Chromat erhält die Zellstruktur gut. Allerdings werden die Chloroplastenthylakoide z. T. stark aufgefächert, und die Chloroplasten als Ganzes legen sich in leichte Wellen. Auch bleiben hierbei Mikrotubuli nicht erhalten. Kaliumpermanganat ist für die Erhaltung des Grundplasmas wenig geeignet. Bei Lösungen zwischen 2 und 0,5 % und einer Fixierdauer von Minuten bis mehreren Stunden treten meist Bilder auf, die an Plasmolyse erinnern, die Längswände werden bogenförmig «ingesogen», die Chloroplasten deformiert, häufig gequollen. Von den übrigen Organellen treten nur die Physoden deutlich hervor, während z. B. die Mitochondrien nicht sicher ausgemacht werden können. Ein etwas besseres Ergebnis erzielt man, wenn man zuerst 10 sec in 0,25 %, dann 3 h in 0,06 % KMnO_4 bei 0° C fixiert.

Acrolein ergibt neben Glutaraldehyd die lichtmikroskopisch beste Fixierung in der Konzentration von 10 % (FEDER und O'BRIAN 1968). Nach Fixation in 10 % Acrolein mit 25 mMol Na-Kakodylat und 25 mMol CaCl_2 bei 0° C sind im Durchlichtthellfeld kaum morphologische Unterschiede zur lebenden Zelle sichtbar. Allerdings zeigen sich im Interferenzkontrast nach NOMARSKI Vakuolisierungen, und die Physoden verschwinden fast vollständig. Der elektronenmikroskopische Befund bestätigt dieses Bild. Glutaraldehyd schließlich fixiert die *Mougeotia*-zelle am besten. 6- und 4,5%ige Lösungen scheinen die Mitochondrien weniger zur Vakuolisierung zu veranlassen als schwächere Konzentrationen.

Von den verwendeten Puffern**) waren bei lichtmikroskopischer Kontrolle nur Kakodylat und Chromat brauchbar. Calciumionen erwiesen sich notwendig zur Verhinderung von «Plasmolyse» und Quellen der Querwände. Saccharose (0,25 mol im Waschpuffer und in der OsO_4 -Lösung) konnte das «hypotonische» Aussehen der Mitochondrien nicht verhindern, erhält jedoch in hohem Maß die Thylakoidordnung im Chloroplasten, während die übrigen Plasmamembranen meist verschwinden.

Als beste Kombination erwies sich:

6 % Glutaraldehyd/25 mMol CaCl_2 /25 mMol K_2CrO_4 bei pH 7,2.

Fixierung und Weiterbehandlung bei 0° C erhält die Gesamtstruktur der Zelle am besten. Den auffälligsten Unterschied zur Fixierung bei Zimmertemperatur zeigen die

*) An dieser Stelle sei Herrn Prof. Dr. W. HEUMANN, dem Vorstand des Mikrobiologischen Instituts in Erlangen, dafür gedankt, daß ich im elektronenmikroskopischen Labor seines Instituts arbeiten konnte. Herrn Dr. F. MAYER, der mich in die Arbeit am Elektronenmikroskop einwies und mich mit Rat und Tat unterstützte, gilt mein besonderer Dank.

**) Für Aldehydfixierung unbrauchbar: Phosphat nach SÖRENSEN, Tris-(hydroxymethyl)-aminomethan, je 0,1 molar und 0,025 molar, Natriumsuccinat, Natriummalonat, Natriumacetat 0,025 molar.

Physoden: Bei 0° erscheinen sie als kompakte Gebilde, bei Zimmertemperatur bleiben nur «ausgewaschene» Ringe zurück, die z. T. myelinartige Figuren bilden (Abb. 4 A). Zur Darstellung der Mikrotubuli war jedoch Fixierung bei Zimmertemperatur notwendig (FRANKE, KRIEN und SAMEK 1969), da die von den genannten Autoren als Alternative angegebene simultane Anwendung von Glutaraldehyd und Osmiumtetroxid bei 0° «leeres» Grundplasma ergab. Auswaschen mit Pufferlösung vor der Nachfixierung – bei Acrolein unbedingt notwendig – erwies sich bei Glutaraldehyd als überflüssig, wenn die OsO_4 -Lösung auf 0° gehalten wurde.

Die Gefrierätztechnik (MOOR et al. 1961) brachte weder mit lebenden noch mit fixierten Zellen befriedigende Ergebnisse, da der Zusatz von Glycerin oder DMSO die Zellen veränderte.

II. Cytologische Befunde

Die Zellwand der Saccodermatae wird von CZURDA (1937) als aus zwei Schichten bestehend beschrieben, von denen die innere gleichmäßig ringsum den Protoplasten bekleidet, die äußere hingegen über alle Zellen eines Fadens als eine einheitliche Lamelle hinwegzieht. Nur die innere Schicht gibt mit Chlorzinkjod Zellulosereaktion.

Aus der von mir festgestellten positiven Doppelbrechung senkrecht zur Zelllängsachse ergibt sich für die Längswand eine ringförmige Anordnung der Wandfibrillen, für die Querwand eine radiale. Auch der Dichroismus der Chlorzinkjod-gefärbten Längswand läßt auf eine Ringtextur schließen.

Querschnitte durch die Zelle lassen keine zwei Schichten erkennen, auf manchen Längsschnitten und regelmäßig auf Schrägschnitten zeigt sich im Übergang zur äußersten Schicht der Zelle, der Gallerte, eine längsgerichtete schmale Fibrillenlage (Abb. 2). Lediglich im Bereich der Querwand schiebt sich häufig ein Keil homogeneren, meist helleren Materials in die Längswand ein, so daß zwei etwa gleich starke Wandschichten entstehen (Abb. 3 und Abb. 3 A).

Das Fehlen einer ausgeprägten Außenschicht mag an der Verwendung gut wachsenden, «jungen» Materials für die elektronenmikroskopischen Präparate liegen, bei dem die Außenschicht nicht so stark ausgebildet ist wie bei alten Zellen (CZURDA 1937). Die Gallerte steht als Bürstensaum bis zu $0,25\ \mu$ von der Wand ab (Abb. 3 und 18). Im Lichtmikroskop und durch Befühlen der Algenwatte ist die Gallerte nicht feststellbar.

Die Querwand kann schwach linsenförmig oder schwach napfförmig sein (Abb. 1). Bei mechanischem Druck oder osmotischen Änderungen können die Zellen sehr leicht voneinander getrennt werden, wobei häufig die Querwand quillt.

Im medianen Längsschnitt durch die Zelle erkennt man, daß sich die innere Wandschicht auf der Querwand fortsetzt (Abb. 3; Abb. 3 A). Dabei stoßen die beiden inneren Schichten der benachbarten Zellen am Rand fast zusammen, nur durch eine schmale Zone aus wenig kontrastiertem Material getrennt. Bei napfförmigen Querwänden baucht sich im äußeren Drittel des Radius die innere Schicht gegen die Vakuole vor, um sich gegen die Mitte zu wieder der Nachbarzelle zu nähern. Im Bereich der Ausbauchung laufen noch zwei mit dunkel kontrastierten Partikeln besetzte dünne Schichten von den Innenschichten aus bogenförmig durch die lockere «Mittellamelle»

und schließen sich dann der jeweiligen Innenwand wieder an. Sie bilden so eine Art Ringpolster. Bei linsenförmigen Querwänden laufen diese beiden dünnen Schichten ganz hindurch.

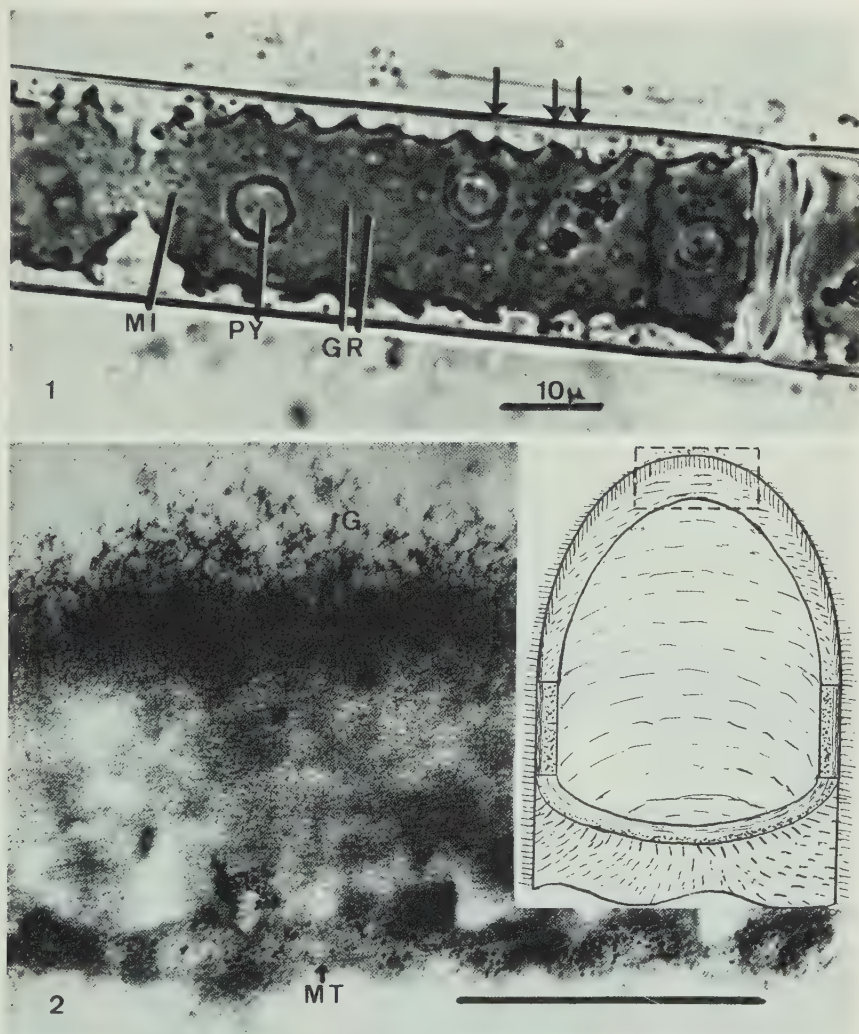


Abb. 1: Lebende *Mougeotia*-Zelle, Chloroplast in Fläche, Plastidenränder stark gelappt, deutliche Plasmastränge zur Wand (Pfeile). Auf der Plastidenfläche Grana (GR). Die Querwand ist napfförmig. MI = Mitochondrien, PY = Pyrenoid. $\times 1300$.

Abb. 2: Schrägschnitt durch die Zellwand und das wandständige Cytoplasma. Die Wandfibrillen laufen größtenteils parallel zu den Mikrotubuli (MT), in der Schicht unter der Gallerte (G) Verlauf parallel zur Zellachse (senkrecht zu den MT). $\times 40\,000$.

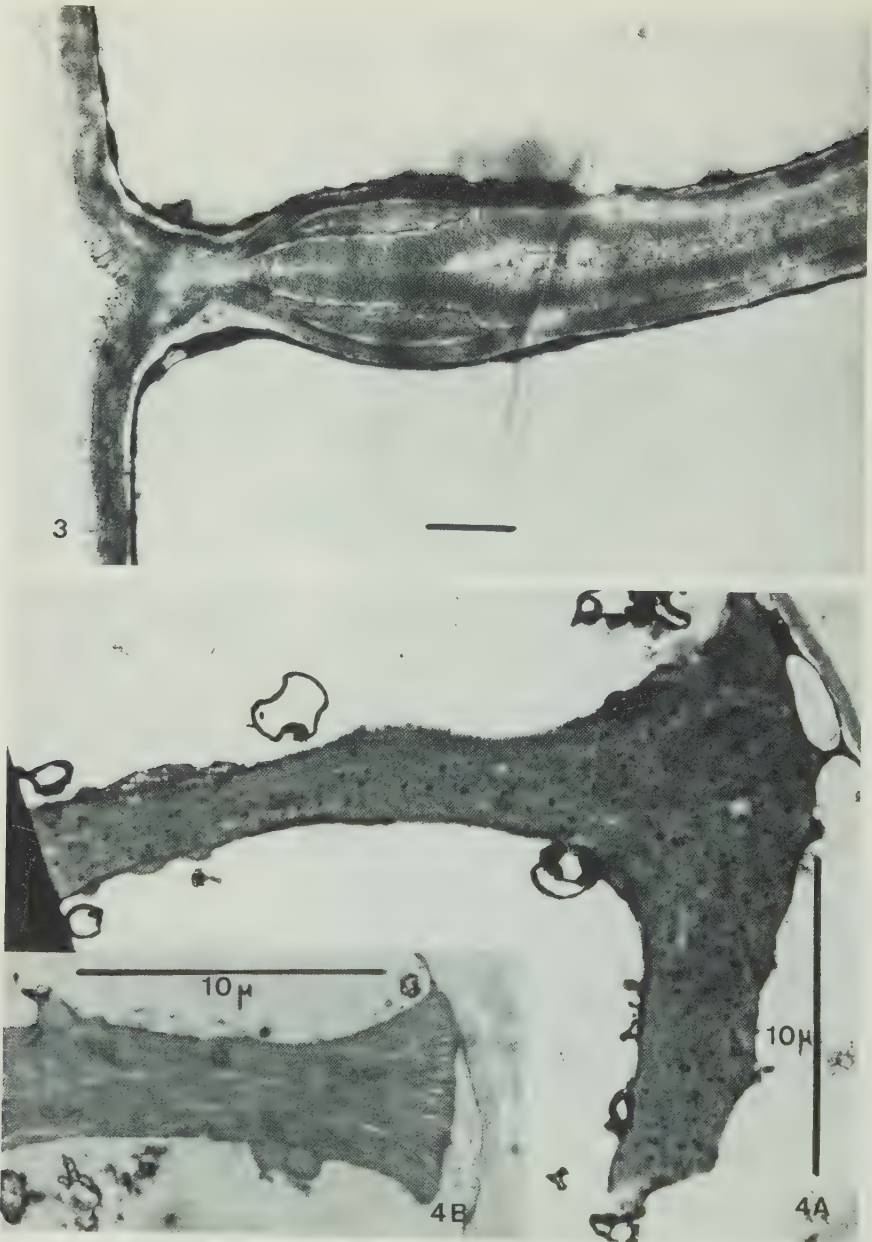


Abb. 3: Teil einer napfförmigen Querwand (vgl. Abb. 3 A). $\times 10\,000$.

Abb. 4 A: Chloroplast mit starkem Randwulst. Physoden (PH) nur als Ringe erhalten. $\times 4000$.

Abb. 4 B: Chloroplast mit beginnender Wulstbildung. $\times 4000$.

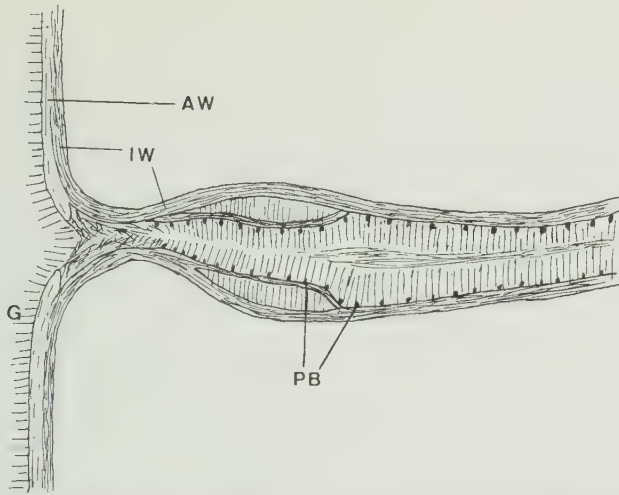


Abb. 3 A: Teil einer napfförmigen Querwand. G = Gallerte, AW = äußere Wandschicht, IW = innere Wandschicht, PB = Partikelbesatz.

Die lockere «Mittellamelle» besteht vermutlich aus pektinähnlichen Substanzen, wofür auch die Stabilisierung durch Calciumionen bei der Fixierung spricht. Nach KOWALLIK (1965) speichern die Querwände kationische Farbstoffe wie Neutralrot und Toluidinblau. Bei Anregung im UV-Licht zeigt ein Teil der Querwände weiße bis grünlich-weiße Eigenfluoreszenz, in derselben Farbe wie die Physoden, die ebenfalls kationische Farbstoffe speichern. Die elektronenmikroskopischen Aufnahmen ergeben allerdings keinen Anhalt für das Vorkommen von Gerbstoffen in der Querwand.

Der Chloroplast ist das sowohl lichtmikroskopisch als auch elektronenmikroskopisch (STEINMANN 1952, LEYON 1954, KAJA 1965) am besten untersuchte Organell von *Mougeotia*. LEYON beschreibt den Bau der Pyrenoide, KAJA klärte mit Kaliumpermanganatfixierung die Granastruktur und -entstehung auf. Da Glutaraldehydfixierung gegenüber der Fixierung mit Osmiumtetroxid und Kaliumpermanganat eine lebensnähere Strukturhaltung ergibt, seien hier die zusätzlichen Ergebnisse dargestellt.

In gut wachsenden Kulturen ist der Querschnitt des Chloroplasten mehr oder weniger plattenförmig. Unter schlechteren Bedingungen treten aber sehr leicht Plastiden auf, die an ihren Längsrändern Wülste bilden, welche im Hellfeldmikroskop dunkler als die Mitte erscheinen und zwischen gekreuzten Polarisatoren in 45°-Stellung hell aufleuchten. Von diesen Wülsten gibt es eine Reihe von Übergängen bis zu Chloroplasten, die in zwei schmale Längsstreifen geteilt sind, sogenannte Schienenchloroplasten (NEUSCHELER-WIRTH 1970). Auch die nebeneinander liegenden Streifen leuchten zwischen gekreuzten Polarisatoren auf. Daraus folgt, daß in den Wülsten die Thylakoidlamellen gegen den Rand hin aus der Chloroplastenebene gebogen sind. Tatsächlich findet man elektronenmikroskopisch Querschnitte, in denen die oberen und unteren Lagen von Thylakoiden verlängert sind und z. T. extreme Wülste bilden (Abb. 4).

Die Längsränder der Chloroplasten können gelappt sein. Dies war bei der hauptsächlich verwendeten Erlanger Form in besonders starkem Maß der Fall (Abb. 1). Im Medianschnitt durch den Plastiden zeigt sich dies in einem girlandenartigen Aussehen des Plastidenrandes (Abb. 5). Zwischen Plastid und wandständigem Plasma entstehen dabei Lücken, durch welche die beiden großen Vakuolen miteinander verbunden sind. Im Querschnitt kann der Chloroplastenrand auch stufig ausgebildet sein (Abb. 6).

Die Thylakoide liegen meist zu Lagen von 3 bis 5 zusammen, dazwischen ein schmaler Raum von Stroma, der globuläre Elemente von 140–160 Å enthält, vermutlich Ribosomen (Abb. 7). Wo Stärke eingelagert ist, weichen die Thylakoide weiter aus und lassen Platz für eine breitere Lage von Stroma. Auch die Plastoglobuli bedingen ein Ausweichen der Thylakoide.

Ein Peristromium im Sinne von SENN (1908) und STRUGGER (1956), d. h. ein thylakoidfreier, den Thylakoidteil umgebender Stromasaum innerhalb der Plastidenmembran, ist beim Chloroplasten von *Mougeotia* nicht vorhanden. Auf Flächenschnitten durch den Chloroplasten treten neben sackartigen Abgliederungen der Thylakoide (Abb. 8) selten auch mikrotubuliähnliche Röhrchen (PICKETT-HEAPS 1968) von ca. 320 Å Durchmesser auf (Abb. 9).

Die Pyrenoide sind in die Chloroplastenplatte eingebettet und von spangenförmigen Stärkeschollen umgeben. Die Chloroplastenthylakoide setzen sich in den Pyrenoidthylakoiden fort (KAJA 1965). Das Stroma des Pyrenoids ist deutlich von dem des übrigen Chloroplasten abgesetzt (Abb. 10). Herrschen hier Partikel von 140–180 Å vor, so findet sich im Pyrenoid eine sehr dichte granuläre Substanz, die fast homogen erscheint.

Der Zellkern liegt dem Plastiden auf einer Seite auf. Sein hervorstechendstes Merkmal ist, wie auch bei anderen Konjugaten, der große und stark lichtbrechende Nucleolus. Er bietet dasselbe fädig-netzige Bild («nucleolar track») wie es von JORDAN und GOODWARD (1969) für *Spirogyra* beschrieben wurde (Abb. 11). Die Kernmembran bleibt bei der angewendeten Präparationsmethode nur schlecht erhalten.

Die Mitochondrien von *Mougeotia* gehören offensichtlich zum sacculären Typ (Abb. 11). Allerdings sind auch ihre Membranen meist schlecht erhalten, d. h. sie erscheinen aufgetrieben. Die Erhaltung dieser Organelle erfordert anscheinend ein anderes als das in der Fixierung angewandte Ionenverhältnis.

Die Dictyosomen sind bei *Mougeotia*, wie auch bei anderen Konjugaten (BUTTERFASZ 1957), besonders groß. Gewöhnlich besitzen sie Durchmesser von ca. 2 μ und 10 bis 12 Cisternen. Die Abbildung 12 zeigt ein besonders großes (über 4,5 μ). Die vom Dictyosom abgetrennten Vesikel erscheinen in einiger Entfernung von ihrem Abschnürungsort mit dunkel kontrastiertem Inhalt erfüllt und zum Teil geschwänzt (keine Abb.).

«Lomasomen», deren Vorkommen in der ungeschädigten lebenden Zelle noch in Frage steht (FALK 1969), finden sich auch an der Wand von *Mougeotia*. Sie stellen Abhebungen bzw. Einbuchtungen des Plasmalemmas dar, die ganz flach oder auch blasenförmig sein können. In der Regel enthalten sie Vesikel ohne Inhalt. In einer Reihe von Lomasomen (Abb. 13) sind die Vesikel kreis- bis ellipsenförmig angeordnet. Dies erscheint inter-

essant durch die Beobachtung sehr heller Plasmaportionen vom Durchmesser großer Lomasomen in der lebenden Zelle, die an der Wand entlangwandern und in deren Innerem eine lebhafte Kreisbewegung kleiner Teilchen herrscht.

Das *Endoplasmatische Reticulum* ist meist in Form von Rauhem ER zu finden. Offenbar sind die Membranen des ER nicht gut erhalten, jedoch bleibt beim Rauhen ER immer noch die Anordnung der Ribosomen (Abb. 14) zurück. Eine Lage ER liegt dem Chloroplasten beiderseitig an (Abb. 12) (SABNIS unveröff. 1969).

Mikrotubuli finden sich in ringförmiger Anordnung entlang der Längswand (FOOS 1970). Ihre nach dem Rotationstest nach MARKHAM ermittelte Zahl von Untereinheiten ist 8, deren Abstand von Mitte zu Mitte ca. 70 Å, deren Durchmesser ca. 55 Å (Abb. 15 A und B). Diese Größen stimmen mit den an der Originalaufnahme ermittelten Werten gut überein. Wie in Abb. 2 ersichtlich, verlaufen die Mikrotubuli und die Wandfibrillen zueinander parallel. Diese Beobachtung wurde zuerst von LEDBETTER und PORTER (1963) von anderen langgestreckten Zellen berichtet. Die Autoren schreiben den Mikrotubuli wegen ihrer Lage an der Wand und ihrer Orientierung richtende Wirkung bei der Einlagerung der Zellulosefibrillen in die Wand zu.

Dagegen ist die zunächst vermutete Beteiligung der Mikrotubuli an der Chloroplastenbewegung unwahrscheinlich; denn Colchicin, das Mikrotubuli zerstört (NEWCOMB 1969), hatte keine Wirkung auf die Schwachlichtbewegung des Chloroplasten*).

Das *Grundplasma* tritt meist in Form globulärer Einheiten mit einem Durchmesser von 110–160 Å auf (Abb. 16). Die Ribosomen sind nur wenig größer, aber meist etwas stärker kontrastiert und schwach länglich. Die globulären Einheiten verbinden sich in den meisten Fällen zumindest in Andeutungen miteinander (Fibrillärer Aspekt: SITTE 1965). Die Verbindung kann jedoch auch deutlich reihen- und gitterartig werden (Abb. 17). Die Abb. 18 zeigt einen Plasmastrang, der vom Chloroplasten, der hier in Fläche geschnitten ist, zur Wand zieht. Der Plasmastrang erscheint aufgeschnitten und läßt im Inneren deutlich parallele Fibrillen erkennen; es ergibt sich der Eindruck eines Faserbündels. Die einzelnen Fibrillen sind nicht so deutlich, daß sich ihr Durchmesser gut bestimmen läßt, er scheint jedoch auch in die Größenordnung von 60–80 Å zu fallen, wie sie WOHLFAHRT-BOTTERMANN für die Fibrillen bei *Physarum polycephalum* angibt. Die Vermutung, daß die Plasmafibrillen von *Mougeotia* aus Partikelreihen hervorgehen, liegt nahe.

Die Abbildung 19 zeigt eine Plasmaanhäufung, die von der Chloroplastenfläche in die Vakuole hineinragt. Vermutlich handelt es sich um einen Plasmafaden, der gerade ausgestülpt bzw. eingezogen wird. Der äußere Teil der kegelartigen Anhäufung enthält dichtes globuläres Plasma, das durch eine Membran von einem fädigeren und weniger dichten Teil getrennt ist, der ebenfalls wie der äußere Rauhes ER enthält. Diese Membran scheint keinen Zwischenraum zu enthalten und sieht anders aus als normale ER-Membranen. Es sei deshalb hier ohne Interpretationsversuch darauf hingewiesen.

*) Frau A. KRÖGER sei hier für die Durchführung der Versuche mit Colchicin gedankt.

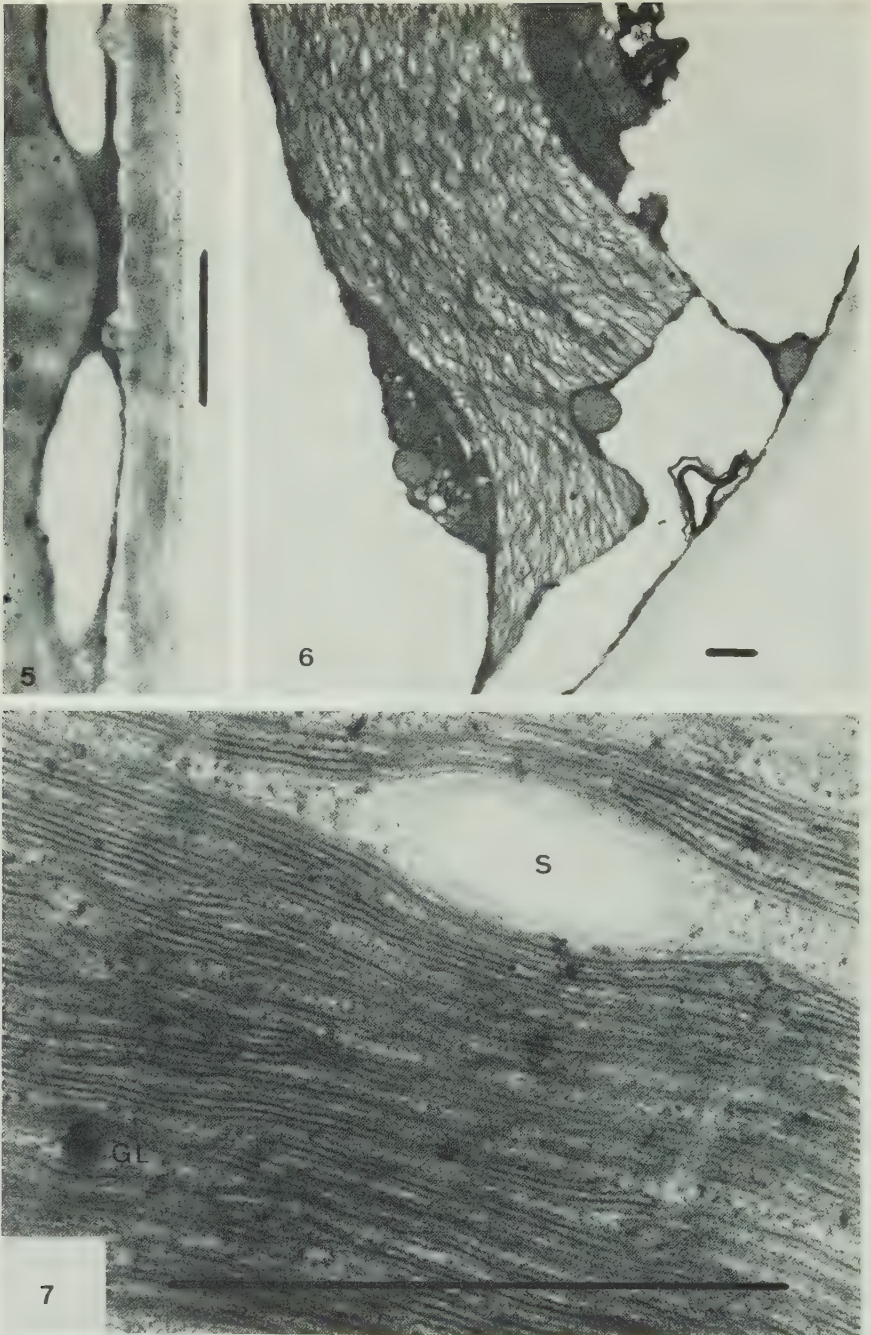


Abb. 5: Chloroplast in Fläche, girlandenförmiger Chloroplastenrand. Lücken zwischen Plastid und Wand. $\times 20\,000$.

Abb. 6: Chloroplast quer, Stufenartiger Rand. $\times 6000$.

Abb. 7: Chloroplast in Kante geschnitten. S = Stärke, GL = Plastoglobulus. $\times 80\,000$.

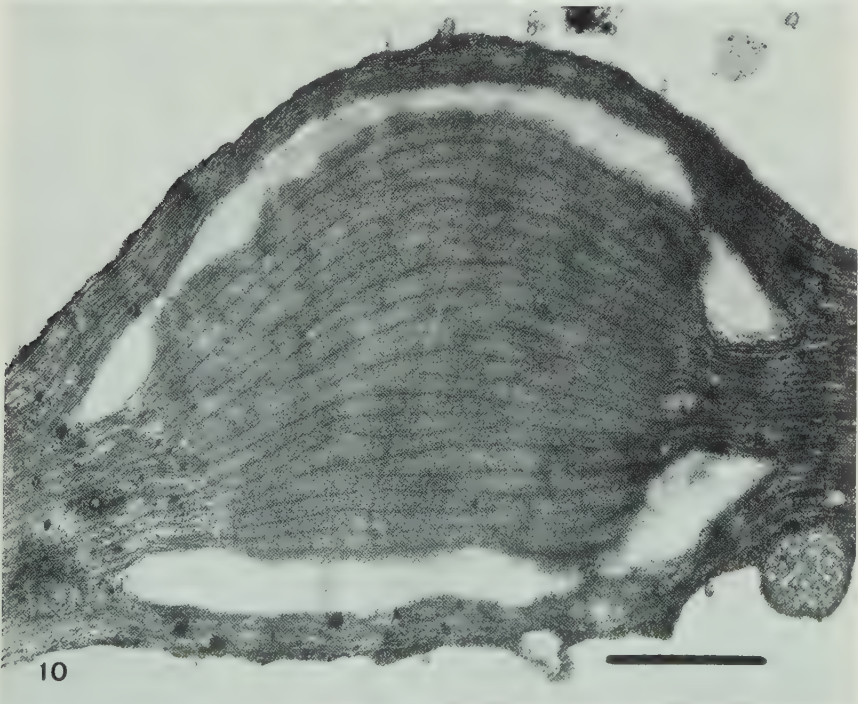
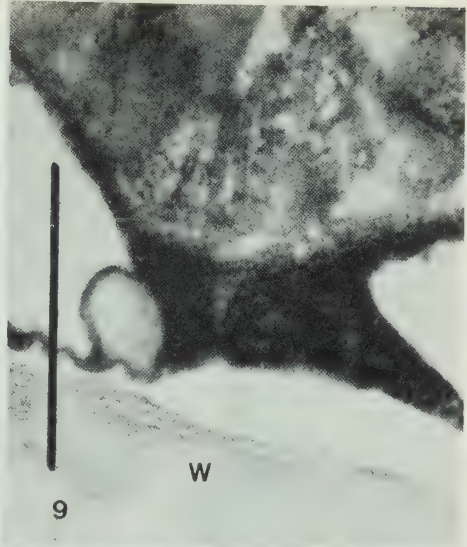
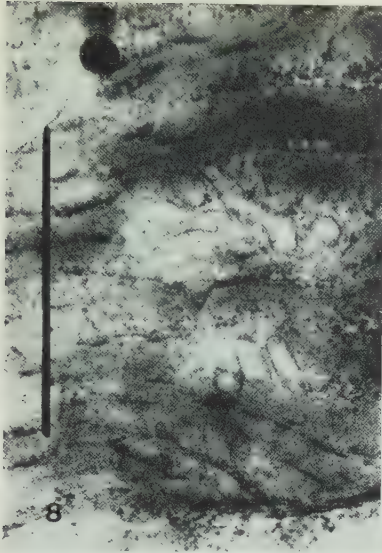


Abb. 8: Chloroplast schräg (fast in Fläche) geschnitten. Sackartige Vesikel, wahrscheinlich Ausgliederungen der Thylakoide. $\times 40\ 000$.

Abb. 9: Chloroplast in Fläche. Mikrotubuli-ähnliche Röhrchen. W = Zellwand. $\times 40\ 000$.

Abb. 10: Pyrenoid. Spangenförmige Stärkekalotten. Das Pyrenoidstroma ist homogener und dichter als das des übrigen Plastiden. $\times 20\ 000$.

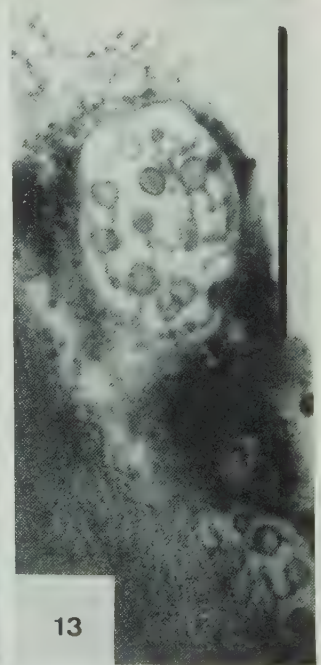
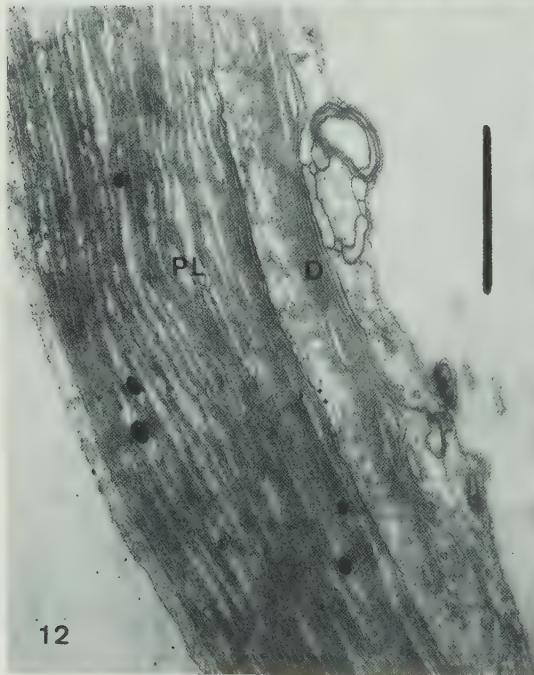
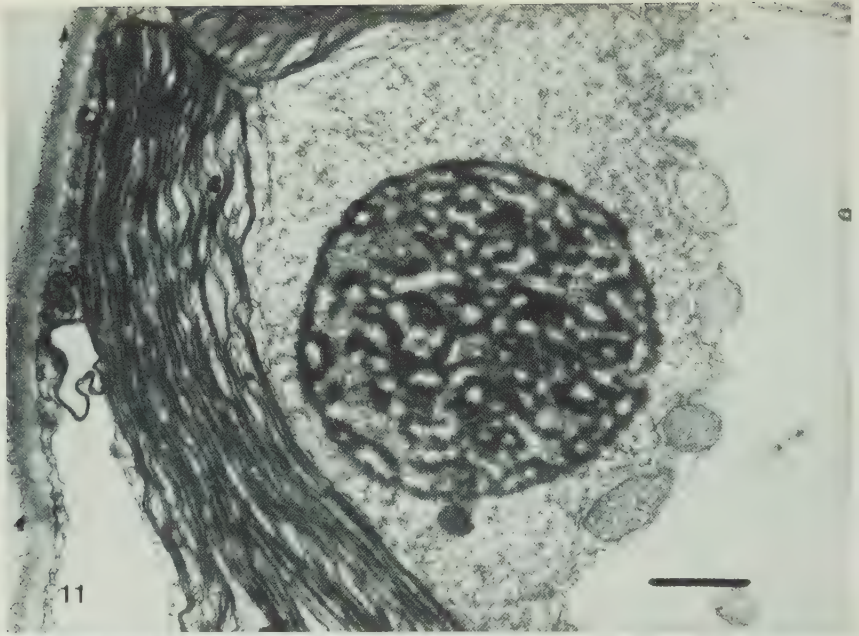


Abb. 11: Kern mit großem Nucleolus, Mitochondrien. Links Chloroplast und Zellwand. $\times 12\,000$.

Abb. 12: Sehr ausgedehntes Dictyosom (D). Bei + + Endoplasmazisterne auf dem Plastiden (PL). $\times 20\,000$.

Abb. 13: «Lomasom» mit kreisförmig angeordneten Vesikeln. Links unten Zellwand. $\times 40\,000$.

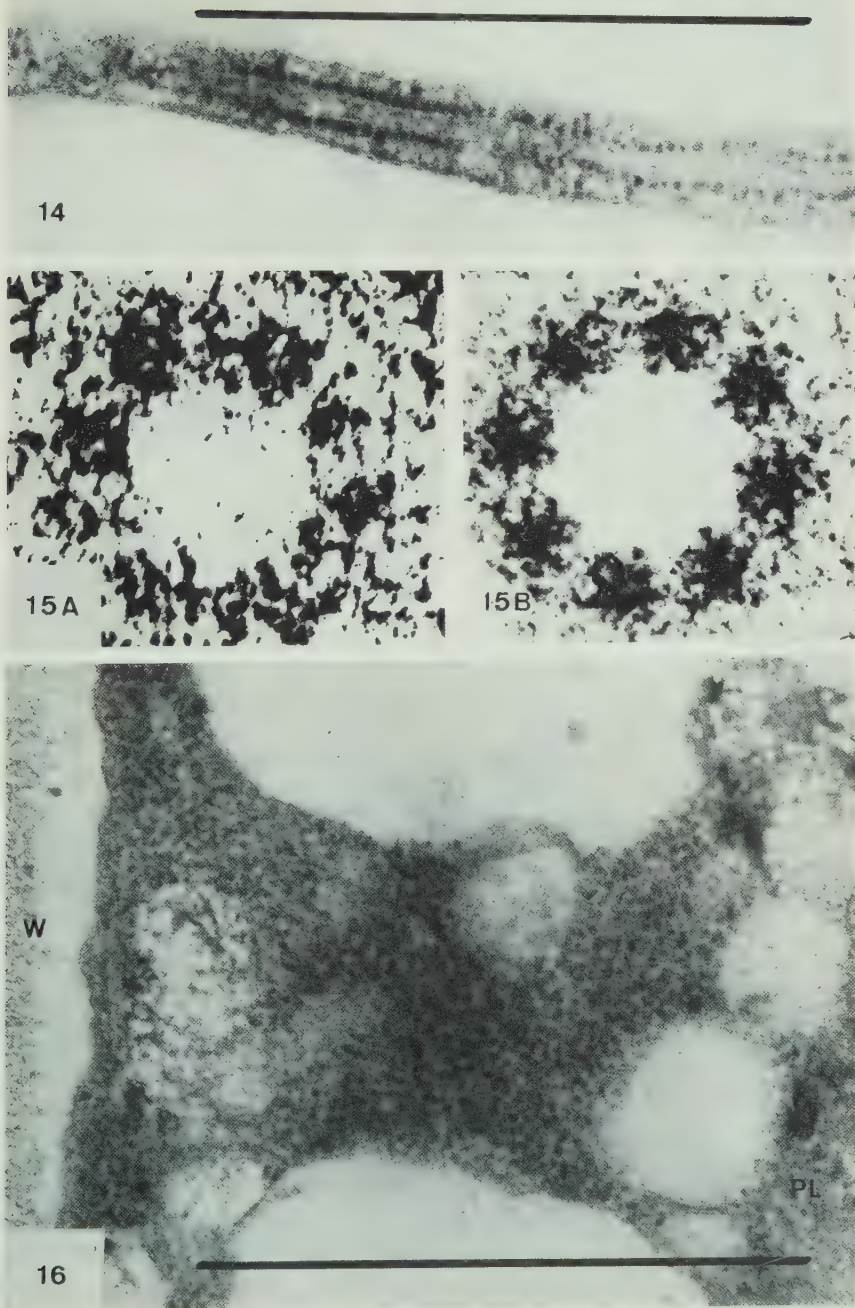


Abb. 14: Cytoplasmastrang, der durch die Vakuole hindurchläuft, mit Rauhem ER. $\times 80\,000$.

Abb. 15: A: Mikrotubulus quer; B: Rotationsbild (Markham). $\times 2\,000\,000$.

Abb. 16: Plasmaverbindung zwischen Plastid (PL) und Wand (W). Plasmapartikel von ca. 110–160 Å, teilweise in Reihe verbunden. $\times 80\,000$.

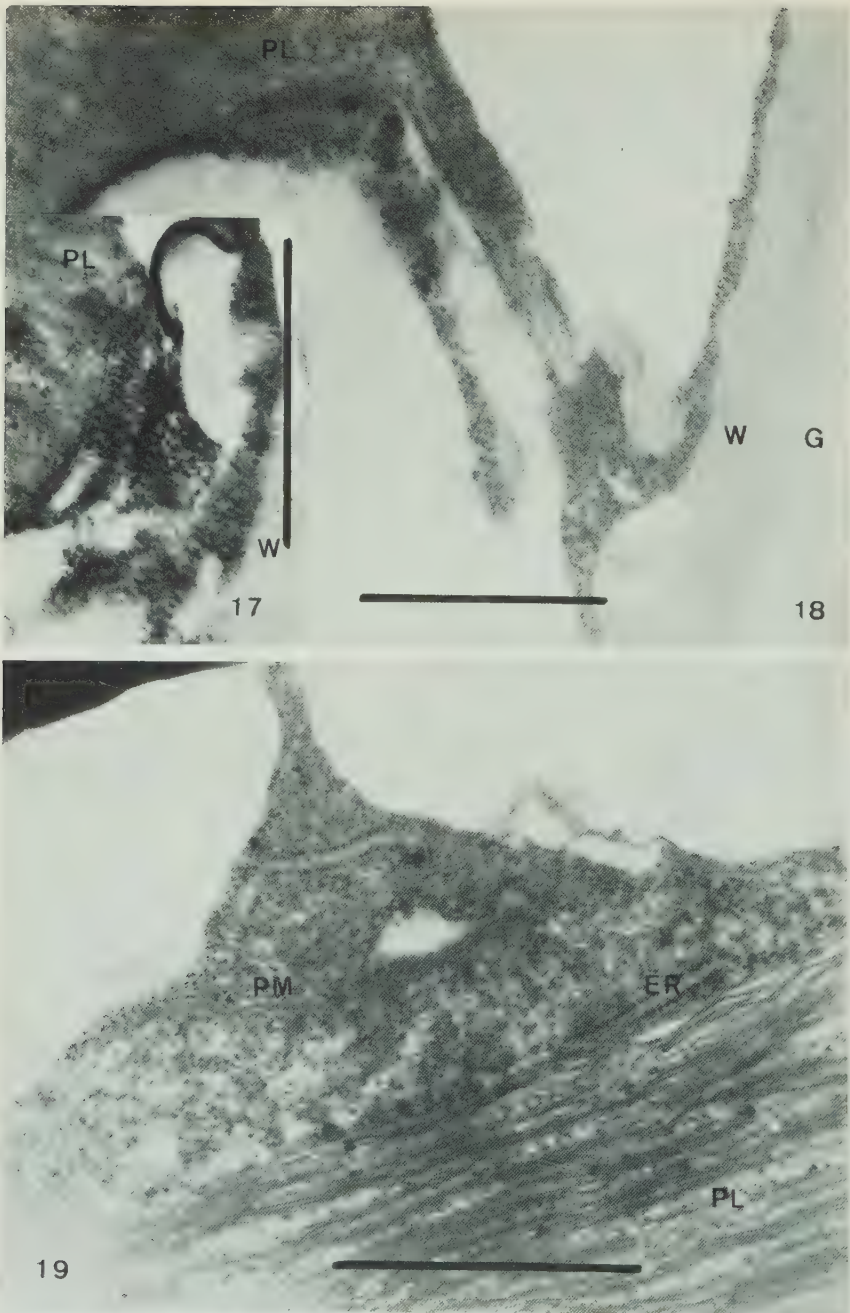


Abb. 17: In Reihen geordnete Plasmapartikel zwischen Wand (W) und Plastid (PL). $\times 40\,000$.
 Abb. 18: Plasmastrang vom Plastid zur Wand mit Protoplasmafibrillen, G = Gallertsaum der Zellwand. $\times 32\,000$.

Abb. 19: Kegelförmige Plasmaanhäufung auf dem Plastiden (PL). PM = Membran, ER = Rauhes Endoplasmatisches Reticulum. $\times 40\,000$.

III. Beobachtungen und theoretische Überlegungen zur Bewegung des Chloroplasten

SENN beobachtete, daß die Gerbstoffbläschen (Physoden) von der Front des bewegten Chloroplasten abgestreift werden, wodurch der überstrichene Wandbereich manchmal wie leergefegt erscheint. Auch die Beobachtung einzelner Physoden bestätigt, daß sie während der Bewegung des Chloroplasten ihre Lage relativ zur Wand behalten, wobei der Abstand zur Chloroplastenkante geringer wird (Abb. 20). Diese Beobachtungen

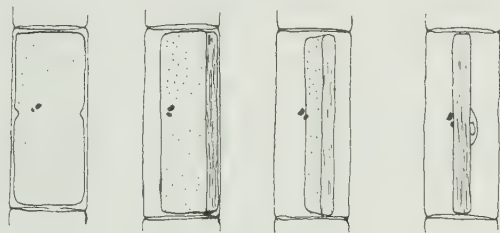


Abb. 20: Starklichtbewegung eines Chloroplasten. Zwei Physoden bleiben während der Bewegung des Chloroplasten an etwa derselben Stelle der Zellwand, bis sie von der Plastidenkante erreicht werden. Kein Rotieren eines Endoplasmazyinders.

lassen auf eine Kraft schließen, die in enger Nachbarschaft der Plastidenkante auf den Plastiden wirkt. (ZURZYCKI 1962: short range force). Sie erlauben die Annahme nicht, daß der Chloroplast in einem Endoplasmazyylinder entlang einer besonders dünnflüssigen Schicht (CZURDA 1937), vergleichbar dem Rinnenplasma bei *Spirogyra*, rotiere. In einem solchen Fall müßten die Physoden während der Bewegung des Plastiden diesem gegenüber den selben Abstand behalten und dürften nicht von der Kante abgestreift werden.

Über den Sitz der für die Bewegung notwendigen Kraft macht CZURDA keine Angaben. Passive Verlagerung durch Plasmaströmung scheidet ebenfalls aus, da die Richtung der vor allem bei starker Bestrahlung auftretenden Strömchen völlig zufällig ist. Mit keinem lichtmikroskopischen Verfahren konnte eine stärkere und in der Richtung konstante Strömung entdeckt werden.

Die von SENN (1908) vertretene Hypothese der Bewegung durch amoeboide Peristromialfortsätze des Chloroplasten, der ja eine Nahbereichskraft zugrunde läge, war schon bald nach ihrer Veröffentlichung heftiger Kritik ausgesetzt (Literatur bei ZURZYCKI 1962). Den Gegenargumenten kann heute noch das Fehlen jeglichen Peristromiums hinzugefügt werden.

Bei dem verwendeten Erlanger Stamm traten manchmal sehr schmale Plastiden auf, die durch lange Plasmafäden in der Zellmitte gehalten wurden. Zu Beginn der Bewegung näherten sich solche Plastiden der einen Wandseite, wobei die Plasmafäden verkürzt wurden. Während der Bewegung blieb jedoch an den meisten Punkten der Plastidenkante noch ein deutlicher Abstand zur Wand, der durch Plasmafäden überbrückt wurde. Für alle Punkte kann dies wegen der schwierigen Beobachtung nicht behauptet werden. Im Interferenzkontrast nach NORMARSKI sind auf der Kante des sich

drehenden Chloroplasten manchmal tangential ansetzende stark lichtbrechende, homogene Plasmastränge zu sehen, die sowohl in Bewegungsrichtung als auch entgegengesetzt dazu vom Plastidenrand abgehen können. Regelmäßig tritt aber eine veränderliche, girlandenförmige Plasmaverbindung zwischen der Plastidenkante und der Wand auf.

Die angeführten Beobachtungen und die fibrillären Differenzierungen im Cytoplasma, die im Elektronenmikroskop erscheinen, sowie die Versuche von SCHÖNBOHM (1969) weisen darauf hin, daß die Chloroplastenbewegung bei *Mougeotia* durch kontraktile Proteinfibrillen erfolgt. Für eine nähere Analyse reichen allerdings die erhaltenen Bilder nicht aus. Das spärliche Auftreten von Fibrillenbündeln hängt möglicherweise mit einer Schädigung der Zellen beim Einschluß in den warmen Agar zusammen, die bei der Präparation nicht erkannt wurde. Glycerinextraktion wie sie an *Physarum* durchgeführt wurde (NAGAI und KAMIYA 1966), dürfte angesichts der Empfindlichkeit der *Mougeotia*-Zelle nicht möglich sein.

Wie die Arbeit von HAUPT (1970) zeigt, verhalten sich nicht nur die Längsabschnitte des Chloroplasten bei der Bewegung selbständig, sondern ebenfalls die einander gegenüberliegenden Kanten, was auch durch das in Abbildung 21 wiedergegebene Verhalten

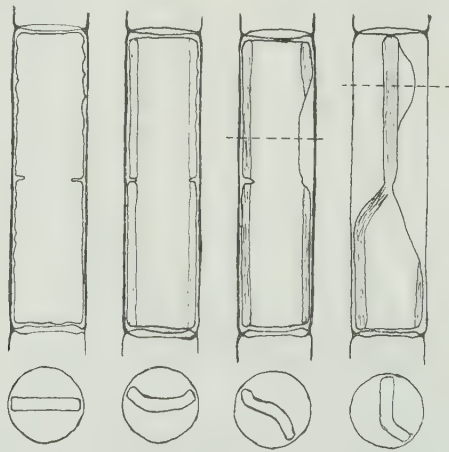


Abb. 21: Unabhängigkeit der Plastidenkanten. Zuerst wandern die beiden Kanten vom Licht weg, bis eine die Führung gewinnt und die andere nachfolgt. Starklicht von unten (Mikroskopbeleuchtung).

eines Plastiden illustriert wird. Man könnte sich deshalb vorstellen, daß die eine Kante die Führung übernimmt, während die andere mehr oder weniger passiv mitgezogen wird. Wenn dies zutrifft, sollten bei mindestens 50 % der Kanten während der Bewegung «Zugfasern» erscheinen. Um zu klären, ob die tangentialen Plasmastränge tatsächlich als Zugfasern in Frage kommen, sollten Zellen während der Bewegung mit dem auf S-S- und S-H-Gruppen spezifischen mercuri orange (Serva) gefärbt werden.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. W. HAUPT, danke ich für die Anregung zu dieser Arbeit, für sein stetes Interesse an ihrem Fortgang und für seine Förderung.

Literatur

- BOCK, G., und W. HAUPT: Die Chloroplastendrehung bei *Mougeotia* III. Mitt. Die Frage der Lokalisierung des Hellrot-Dunkelrot-Pigmentsystems in der Zelle. *Planta* 57, 518–530 (1961).
- BUTTERFASZ, TH.: Über Grana, Karyoide und Pyrenoide von *Spirogyra*. *Protoplasma* 48, 368–381 (1957).
- CZURDA, V.: *Conjugatae*. Hdb. Pflanzenanatomie VI, 2 B, b; Berlin, 1937.
- FALK, H.: Lomasomen? Ber. Dtsch. Bot. Ges. 82, 427–429 (1969).
- FRANKE, W. W., S. KRIEN and H. SAMEK: Stability of Cytoplasmic Microtubules at Low Temperatures. *Naturwiss.* 56, 332 (1969).
- FEDER, N., and T. P. O'BRIAN: Plant microtechnique: Some principles and new methods. *Amer. J. Bot.* 55, 123–142 (1968).
- FETZER, J.: Über die Beteiligung energieliefernder Stoffwechselprozesse an den lichtinduzierten Chloroplastenbewegungen von *Mougeotia*. *Z. f. Bot.* 51, 469–506 (1963).
- FOOS, K.: Mikrotubuli bei *Mougeotia spec.* *Z. Pflanzenphysiol.* 62, 201–203 (1970).
- GOEDHEER, J. C.: Orientation of the pigment molecules in the chloroplast. *Biochim. Biophys. Acta* 16, 471–476 (1955).
- HAUPT, W.: Die Chloroplastendrehung bei *Mougeotia* I. Mitt. Über den quantitativen und qualitativen Lichtbedarf der Schwachlichtbewegung. *Planta* 53, 484–501 (1959).
- II. Mitt. Die Induktion der Schwachlichtbewegung durch linear polarisiertes Licht. *Planta* 55, 465–479 (1960).
 - Die Orientierung der Phytochrom-Moleküle in der *Mougeotia*-Zelle: Ein neues Modell zur Deutung der experimentellen Befunde. *Z. Pflanzenphysiol.* 58, 331–346 (1968).
 - Über den Dichroismus von Phytochrom₆₆₀ und Phytochrom₇₃₀ bei *Mougeotia*. *Z. Pflanzenphysiol.* 62, 287–298 (1970).
- HAUPT, W., und G. BOCK: Die Chloroplastendrehung bei *Mougeotia* IV. Mitt. Die Orientierung der Phytochrommoleküle im Cytoplasma. *Planta* 59, 38–49 (1962).
- JAROSCH, R.: Untersuchungen über Plasmaströmung. Dissertation, Wien, 1955.
- JORDAN, E. G., and M. B. E. GOODWARD: Some Observations on the Nucleolus in *Spirogyra*. *J. Cell Sci.* 4, 3–15 (1969).
- KAJA, H.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen zum Feinbau der Chromatophoren von *Mougeotia spec.* *Z. Naturforsch.* 21 b, 379–384 (1966).
- KOWALLIK, K.: Vergleichende cytomorphologische und cytochemische Vitalfärbungsversuche an Hochmooralgen. *Protoplasma* 60, 243–301 (1965).
- LEDBETTER, M. C., and K. R. PORTER: A «microtubule» in plant cell fine structure. *J. Cell Biol.* 19, 239–250 (1963).
- LEYON, H.: The structure of Chloroplasts III. A study of pyrenoids. *Exp. Cell Res.* 6, 497–505 (1954).
- MCMANUS, M. A.: Ultrastructure of Myxomycete Plasmodia of Various Types. *Amer. J. Bot.* 52, 15–25 (1965).
- MCMANUS, M. A., and L. E. ROTH: Fibrillar Differentiations in Myxomycete Plasmodia. *J. Cell Biol.* 25, 305–318 (1965).
- MOOR, H., K. MÜHLENTHALER, H. WALDNER and A. FREY-WYSSLING: A New Freezing-Ultra-microtome. *J. Biophys. Biochem. Cytol.* 10, 1–13 (1961).
- NAGAI, R., and N. KAMIYA: Movement of the Myxomycete Plasmodium II. Electron Microscopic Studies on Fibrillar Structures in the Plasmodium. *J. Ultrastructure Res.* 14, 571–589 (1966).
- NAGAI, R., and L. J. REBHUN: Cytoplasmic Microfilaments in Streaming *Nitella* Cells. *J. Ultrastructure Res.* 14, 571–589 (1966).
- NEUSCHELER-WIRTH, H.: Photomorphogenese und Phototropismus bei *Mougeotia*. *Z. Pflanzenphysiol.* 63, 238–260 (1970).

- NEWCOMB, E. H.: Plant microtubules. *Ann. Rev. Plant Physiology* 20, 253–288 (1969).
- PICKETT-HEAPS, J.-D.: Microtubule-like Structures in the Growing Plastids of Chloroplasts of Two Algae. *Planta* 81, 193–200 (1968).
- PORTER, K. R., KAWAKAMI, N., and M. C. LEDFETTER: Structural Basis of Streaming in *Physarum polycephalum*. *J. Cell Biol.* 27, 78 A (1965).
- RHEA, R. P.: Electron Microscopic Observations on the Slime Mold *Physarum polycephalum* with Specific Reference to Fibrillar Structures. *J. Ultrastructure Res.* 15, 349–379 (1966).
- RUCH, F.: Dichroismus und Difluoreszenz der Chloroplasten. *Exp. Cell. Res., Suppl.* 4, 58–63 (1957).
- SABNIS, D. D., and W. P. JACOBS: Cytoplasmic streaming and microtubules in the coenocytic marine alga, *Caulerpa prolifera*. *J. Cell Sci.* 2, 465–472 (1967).
- SCHÖNBOHM, E.: Untersuchungen über die Starklichtbewegung des *Mougeotia*-Chloroplasten. *Z. f. Bot.* 51, 233–276 (1963).
- Untersuchungen über den Einfluß von Photosynthesehemmstoffen und Halogeniden auf die Starklicht- und Schwachlichtbewegung des Chloroplasten von *Mougeotia spec.* *Z. f. Pflanzenphys.* 60, 255–269 (1969 a).
 - Die Hemmung der lichtinduzierten Bewegung des *Mougeotia*-Chloroplasten durch p-Chlormercuribenzoat (Versuche zur Mechanik der Chloroplastenbewegung). *Z. Pflanzenphys.* 61, 250–260 (1969 b).
- SENN, G.: Die Gestalts- und Lageveränderung der Pflanzenchromatophoren. W. Engelmann, Leipzig (1908).
- SITTE, P.: Einfaches Verfahren zur stufenlosen Gewebe-Entwässerung für die elektronenmikroskopische Präparation. *Naturwiss.* 49, 402–403 (1962).
- Bau und Feinbau der Pflanzenzelle. G. Fischer, Jena (1965).
- STEINMANN, E.: An electron microscope study of the lamellar structure of chloroplasts. *Exp. Cell Res.* 3, 367–372 (1952).
- STRUGGER, S.: Elektronenmikroskopische Beobachtungen an den Chloroplasten von *Chlorophytum comosum*. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 69, 177–188 (1956).
- WOHLFAHRT-BOTTERMANN, K. E.: Weitreichende fibrilläre Protoplasma differenzierungen und ihre Bedeutung für die Protoplasmaströmung I. Elektronenmikroskopischer Nachweis und Feinbau. *Protoplasma* 54, 514–539 (1963).
- ZURZYCKI, J.: The mechanism of the movements of plastids. *Hdb. Pflanzenphysiol.* XVII/2, 940–978. Springer, Berlin-Göttingen-Heidelberg (1962).

Dissertation der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Erlangen-Nürnberg

Dr. KARLHEINZ FOOS, Institut für Biologische Holzforschung, 78 Freiburg, Bertholdstraße 17.

Lebenslauf

Am 18. September 1939 wurde ich in Ansbach (Bayern) als Sohn des Buchhalters Ludwig Foos zu Nürnberg und seiner Ehefrau Karola, geb. Oertel, geboren.
1942 kriegsbedingter Umzug nach Dettwang bei Rothenburg o/T, 1945 nach Burg-hausen im selben Landkreis.

Schule und Studium:

1946 – 1951 Volksschule Preuntsfelden bei Rothenburg o/T.

1951 – 31. 1. 1952 Kreisoberrealschule in Rothenburg o/T.

1952 – 1960 Dürer-Oberrealschule Nürnberg.

Reifezeugnis dieser Schule vom 13. Juli 1960.

Vom Wintersemester 1960/61 bis zum Sommersemester 1966 Studium der Fächer Biologie, Chemie und Erdkunde für das Höhere Lehramt.

Meine akademischen Lehrer waren die Professoren:

Schwemmlé, Hausteín, Haupt, Kessler

Stammer, Neuhaus

Meuwsen, Hesse

Berninger, Wirth

Am 31. Oktober 1966 bestand ich das Staatsexamen in allen drei Fächern.

Vom Herbst 1966 bis zum August 1969 arbeitete ich an meiner Dissertation.

